

異なる寄主齡に対する寄生蜂セグロカマバチの 性配分と寄主選好

三重大学大学院

生物資源学研究科 生物圏生命科学専攻

昆虫生態学研究室

増田 実

目次

1. 緒言	1
2. 材料と方法	4
3. 結果	7
3. 1 寄生蜂の大きさと日齢が性比に与える影響	7
3. 2 他齢期個体存在が性比に与える影響	8
3. 3 寄主齢に対する選好性	8
4. 考察	10
4. 1 寄生蜂の大きさと日齢が性比に与える影響	10
4. 2 他齢期個体存在が性比に与える影響	12
4. 3 寄主齢に対する選好性	13
5. 摘要	15
6. 謝辞	17
7. 引用文献	18
8. 図	21

1. 緒言

寄生蜂の性は、単数倍数性によって決まり、母バチは自分の子の性を決定できるため、状況によって性比は著しく変化する。多くの殺傷型寄生蜂では、小さい寄主にはオス、大きい寄主にはメスを産みやすいことが知られている (Godfray, 1994 ; Charnov, 1982)。

これは、殺傷型寄生者にとっては、寄生後に寄主が成長しないため、寄生時の寄主サイズがそのまま幼虫の利用できる資源量となるため、大きい寄主からは大きい成虫が、小さい寄主からは小さい成虫が羽化することと、寄生者の体サイズが大きいことによる利益はオスよりもメスの方が高いためであると考えられている (Charnov, 1982)。厳密には、産卵メスがこれまで遭遇した寄主の大きさと比べて、相対的に大きい寄主にはメスを、相対的に小さい寄主にはオスを産むべきであると予想される (Charnov, 1982)。しかし、性比が寄主の相対的な大きさに反応することを調べた研究はあまり多くない。これまで研究されてきた寄生蜂種の中には、性決定を相対的な大きさを基に行っている種もいるが (Ode and Heinz, 2002; Chow and Heinz, 2005)、寄主の絶対的な大きさを基に行っている種もいる (Godfray, 1994)。

セグロカマバチ *Echthrodelpax fairchildii* Perkins (Hymenoptera : Dryinidae) は、イネの害虫であるヒメトビウンカ (*Laodelphax striatellus* Fallén)、セジロウンカ (*Sogatella furcifera* Horváth)、トビイロウンカ (*Nilaparvata lugens* Stål) の寄生蜂

である。セグロカマバチに寄生された寄主は、寄生蜂が蛹化するまで摂食し生き続けるが、寄生されてからは次の齢に進まない。寄生されてからも寄主が生きていて摂食する点で、厳密には、殺傷型寄生者とは言えないが、脱皮しないため産卵時の寄主の大きさは子の利用可能な資源量の目安となると考えられる。セグロカマバチの生態については、高山 (1996)、Yamada & Imai (2000)、Yamada & Ikawa (2003, 2005)、Ito & Yamada (2005, 2007)、伊藤 (2009) によって明らかにされてきたが、性配分の研究はまだ不十分である。高山 (1996) は、本種では寄主齢期が高くなるほど性比（オス率）は低くなることを明らかにした。そして、上山 (2006) は 5 齢寄主と 4 齢寄主の混合集団を与えた場合、4 齢寄主のみの集団を与えた場合、3 齢寄主と 4 齢寄主の混合集団を与えた場合における 4 齢寄主に対する性比を比べると、3 者の内、後ほどオス率が低くなることを示した。このことから、本種の性配分は寄主の相対的大きさに影響されることが示唆されるが、上山 (2006) では、サンプル数が少ないため、再試験することが望まれる。

一方、寄生蜂の体サイズが性比に影響している可能性がある。例えば、*Pachycrepoideus vindemiae* では、小さな寄生蜂は、同じ大きさの寄主に対し、大きな寄生蜂よりメスよりの性比で産卵する (Morris & Fellowes, 2002)。また、寄生蜂の大きさは、寄主選好に影響を与えるかもしれない。*Trichogramma brassicae* に近縁の寄生蜂においては、大きなメスは小さなメスに比べて小さな寄主への攻撃が少ない (Bjorksten & Hoffmann, 1995, 1998)。上山 (2006) は、産卵メスの大きさの影響を解析しようとしたが、サンプル数が少なく結論

を出すまでには至らなかった。

そこで、今回の研究では上山の研究と同様、3 齢、4 齢、5 齢のヒメトビウンカを用い、4 齢のみ、5 齢のみ、3 齢と 4 齢の混合、4 齢と 5 齢の混合、という構成の寄主集団をセグロカマバチに遭遇させ、それがセグロカマバチの性決定に及ぼす影響を調べた。また、同じ構成のウンカ集団を 2 日連続して与えることによって、前日の寄主遭遇経験が性比に及ぼす影響も調べた。加えて、寄主齢とその構成が寄主選好に及ぼす影響を調べた。また、産卵メスの体サイズ（頭幅）を測り、それが性比および寄主選好に及ぼす影響も調べた。

2. 材料と方法

本実験に使用したセグロカマバチ（以降カマバチと略）とヒメトビウンカ（以降ウンカと略）は、1992 年に三重県津市三重大学構内と三重大学付属農場で採取し、2 つの系統に分け恒温室（ $25 \pm 1^\circ\text{C}$ 、16 時間明期：8 時間暗期）で累代飼育したものであった。また、すべての実験は、これと同じ温度と日長の恒温室で行った。

ウンカは、各齢期とも、寄主として適している脱皮後 0～1 日齢を用いた。まず、実験の前日に、実験に使う齢期の 1 つ前の齢期で、脱皮間近の個体を、実験に使用する頭数の約 2 倍の頭数を大量飼育ケージから取り出した。そして実験までの間、湿った脱脂綿で根を包んだイネの芽だし約 15 本を 2 つ入れた円筒型プラスチックケージ（360ml；内径 90mm，高さ 50mm）で飼育した。これを実験に使う齢期ごとに用意し、実験の当日、脱皮して目的の齢期になっているものだけを用いた。

カマバチは、飼育ケージから繭を採取し、プラスチックチューブ（0.5ml）に個別に入れて羽化させた。羽化したメスのカマバチは、円筒型プラスチックケージ（360ml）に、水、湿った脱脂綿で根を包んだイネの芽だし約 15 本、水で薄めた蜂蜜（50%）を含ませた脱脂綿を入れて個別に飼育した。蜂蜜水溶液は発酵と乾燥により劣化するため、毎日新しいものと取り替えた。カマバチに、実験前に全ての寄生可能寄主齢に遭遇させるため、毎日 3, 4, 5 齢ウンカの 0 日齢に近いもの（腹部が膨張していない個体）をウンカの大量飼育ケ-

ジから取り出し、それぞれ約 10 頭与えた。また、交尾させるために 10 年以上隔離して飼育している異系統のオス 1 頭をプラスチックケージに入れ、実験までにオスが死んでいたらその都度新しいオスを入れた。実験には、6 日と 7 日齢のカマバチを使用した。

実験は、湿らせた脱脂綿で根を包んだ芽だし約 15 本 2 つ、蜂蜜水溶液、水の入った円筒型プラスチックケージで行った。このケージは、実験用ウンカを用意するためとカマバチを飼育するために使ったケージと同じタイプのものである。このケージに以下に示す齢期と頭数の寄主集団のいずれかを入れた。

- ① 4 齢 60 頭
- ② 5 齢 60 頭
- ③ 4 齢 30 頭と 5 齢 30 頭
- ④ 3 齢 60 頭と 4 齢 60 頭 (3 齢は寄主としてあまり好まれないので、寄生可能寄主数をそろえるために 4 齢を 60 頭とした)

カマバチの日当たり産卵数は多いときでも 35 前後であるので (山口, 1997)、与えたウンカの量は、その実現を十分保障すると考えられる。齢期が異なるウンカを入れるときは、両齢期が交じり合うようにウンカをケージ内に配置した。

カマバチが 6 日齢になったら、暗期から明期に替わって 5 分以内にカマバチを上記の実験ケージに入れた。24 時間後に新しく用意した前日と同じ齢期と個体数の寄主集団が入ったプラスチックケージにカマバチを移し、24 時間後にカマバチをプラスチックケージから

取り出した。その後ウンカは、30ml サンプル管にハイポネックス水溶液で湿らせた脱脂綿で包んだ芽だし4〜5本を入れ、個別に飼育した。そして幼虫囊の出現の有無（出現の場合はその数）と羽化成虫の性を記録した。

カマバチはウンカの胸部に卵を産み付ける（Yamada & Imai, 2000）。寄生後、25℃では60時間以上経過すると、産卵した箇所から幼虫囊となって体外に現れる（Yamada & Ikawa, 2005）。この幼虫囊出現を、カマバチの産卵の目安とした。回収したカマバチは死後、顕微鏡（100倍）に取り付けた接眼マイクロメーターで頭幅を測定した。

性比と寄主受入に対するウンカの齢期、供試ウンカの齢構成、カマバチの大きさ、産卵日（実験第1日目か2日目か）の影響を、一般化線形モデルを使って解析した。

3. 結果

3. 1 寄生蜂の大きさと日齢が性比に与える影響

4 齢のみを与えた場合、ロジスチック回帰分析の結果、カマバチの大きさと日齢の間に交互作用はなく、カマバチが大きくなるほどオス率が高くなり、日齢が進むとオス率は減少した ($X^2=8.81$, $df=1$, $P=0.0030$ (大きさの影響), $X^2=14.46$, $df=1$, $P=0.0001$ (日齢の影響), 図 1)。それ以外の供与寄主においては、カマバチの大きさが性比に与える影響はなかった。また、カマバチをカテゴリ要因として置き換えても有意な影響を与えなかった。

5 齢のみを与えた場合のオス率は、6 日齢では平均 14.2%であったのに対し、7 日齢では平均 24.4%となり、6 日齢に比べ高く、その差は有意に近かった ($X^2=3.39$, $df=1$, $P=0.0654$, 図 2)。4 齢と 5 齢を同時に与えた場合の 5 齢におけるオス率は、6 日齢と 7 日齢の間に有意な差は見られなかった(平均オス率 : 12.8% (6 日齢), 18.1% (7 日齢), $X^2=1.49$, $df=1$, $P=0.2215$, 図 3)。一方、4 齢と 5 齢を同時に与えた場合の 4 齢におけるオス率は、日齢に拘らずほとんどの個体において 100%であった (図 4)。3 齢と 4 齢を同時に与えた場合の 4 齢におけるオス率は、6 日齢と 7 日齢の間に有意な差は見られなかった(平均オス率 : 88.1% (6 日齢), 81.3% (7 日齢), $X^2=1.76$, $df=1$, $P=0.1846$) が、頭幅は有意に近い影響を与えた ($X^2=3.43$, $df=1$, $P=0.0641$, 図 5)。一方、3 齢と 4 齢を同時に与えた場合の 3 齢におけるオ

ス率は、日齢に拘わらず全ての個体で 100%であった。

3. 2 他齢期個体存在が性比に与える影響

3, 4 齢を与えた場合と 4 齢のみを与えた場合の 4 齢から羽化した子のオス率は、後者の方が低くなり ($X^2=10.58$, $df=1$, $P=0.0011$ (6 と 7 日齢の混合), $X^2=1.88$, $df=1$, $P=0.1702$ (6 日齢), $X^2=10.38$, $df=1$, $P=0.0013$ (7 日齢), 図 6)、日齢、頭幅による影響は有意ではなかった。一方、4 齢のみを与えた場合と 4, 5 齢を与えた場合の 4 齢から羽化した子のオス率は、後者の方が高くなり ($X^2=40.27$, $df=1$, $P<0.0001$ (6 と 7 日齢の混合), $X^2=6.16$, $df=1$, $P=0.0130$ (6 日齢), $X^2=39.72$, $df=1$, $P<0.0001$ (7 日齢), 図 6)、頭幅の影響はなかったが、6 日齢より 7 日齢でその傾向が顕著になった ($X^2=7.79$, $df=1$, $P=0.0053$ (日齢と寄主齢構成の間の交互作用))。一方、5 齢のみを与えた場合と 4, 5 齢を与えた場合の 5 齢から羽化した子のオス率を比較した場合は、有意な違いはなく ($X^2<0.01$, $df=1$, $P=0.9780$ (6 と 7 日齢の混合), $X^2=0.23$, $df=1$, $P=0.6326$ (6 日齢), $X^2=0.08$, $df=1$, $P=0.7819$ (7 日齢), 図 7)、日齢、頭幅の影響もなかった。

3. 3 寄主齢に対する選好性

3, 4 齢を与えた場合、3 齢はほとんど寄生されず、4 齢が選好された (図 8)。被寄生寄

主全体のうち3齢が占める割合に対する、寄生蜂の大きさと日齢の影響をロジスティック回帰分析によって調べたが、大きさと日齢の間には有意な相互関係があった ($X^2=10.74$, $df=3$, $P = 0.013$)。そこで、日齢期別に解析すると、6日齢ではカマバチが小さくなると、3齢を好みやすかったが ($X^2=7.38$, $df=1$, $P = 0.0066$)、7日齢ではそうでなかった ($X^2=0.28$, $df=1$, $P = 0.5955$)。一方、4,5齢を与えた場合は、4齢と5齢の好みはカマバチの大きさによって明瞭に異なり ($X^2=16.80$, $df=1$, $P < 0.0001$)、小さい個体は、4齢を好み大きい個体は5齢を好んだ。日齢による差はなかった (図9)。

4. 考察

4. 1 寄生蜂の大きさと日齢が性比に与える影響

4齢のみを2日間連続して与えた場合、6日齢よりも7日齢の方でオス率が低くなった。一方、5齢のみを与えた場合は6日齢の方が7日齢よりオス率が有意ではないが低くなった。これは、それぞれ、前日に多く産んだ性を翌日は控えるためであると思われる。実験前日までは、3～5齢の寄主に遭遇していたため、それに基づき6日齢において性配分したと思われるが、7日齢においては、6日齢に経験した寄主の構成に従って、4齢の場合は前日のオスの産みすぎを、5齢の場合は前日のメスの産みすぎを補正したと思われる。一方、異なる齢期の寄主を混合して与えた場合は日齢による大きな違いはなかった。これは、6日齢のとき遭遇した寄主齢構成が、実験前日までの寄主齢構成と、性比配分を大きくかえるほどの変化がなかったためと考えられる。前日経験した寄主齢構成によって性配分を決めていることは、カマバチ以外に*Diglyphus isaea* (Hymenoptera: Eulophidae)で知られている (Ode & Heinz, 2002; Chow & Heinz, 2005)

また、4齢のみを与えた場合、カマバチの頭幅と子のオス率の間に正の相関があった。このことから、小さなカマバチは大きなカマバチに比べ、4齢をより大きな寄主として扱っていると思われる。一方、5齢のみを与えた場合は、カマバチの頭幅と子のオス率の間に有意

な関係はなかった。したがって、5 齢はカマバチのサイズに関わらず、いつも大きな寄主として扱われると考えられる。

寄生蜂のサイズによって性配分が変化するのは、単に、寄主の大きさを寄生蜂自身の大きさを基に測定しているためであって、それに、適応的な意味はないかも知れない。しかし、最近、Henry et al. (2009)は、多くの寄主種に寄生可能な種においては、もし、異なる生息地では異なる優占種が数世代にわたって継続する場合は、大きさによる性配分の変化は適応的な意味を持つ可能性があることを指摘した。例えば、小さい寄主種からなる環境に寄生蜂が侵入した場合、次世代の寄生蜂は、小さくなり、そして、それらが手に入れられる寄主も相対的に小さい個体が多いため、寄生蜂の大きさに応じた性配分が適応的なのである。セグロカマバチもウンカ 3 種に寄生可能で、ウンカの大きさも異なる。そのため、こういった考えが適用できることがあるかも知れない。しかし、同じ寄主種の異なる齢期に産卵して異なる大きさの個体が羽化する場合、寄生蜂の大きさに伴う性配分の変化に適応的な意味を見いだすことは難しい。しかし、この傾向の適応性を考える上で、次の 2 つの要因が重要であるかもしれない。1) 小さなカマバチは大きなカマバチよりも寿命が短いため (山口, 1997)、大きい寄主に遭遇するまでに、あるいは目の前にいる小さい寄主が発育して大きくなるまでに死亡する可能性が高い。2) 小さい寄生蜂にとって、大きい寄生蜂が寄生する場合より、産卵に伴うコストが大きいかも知れない。このことは、小さいカマバチは大きなカマバチに比べて 5 齢を好まないという結果からも支持される。しか

し、これら 2 つの要因がどのように性配分に影響を与えるかは、現時点では、不明である。

5 齢寄主に対しては、寄生蜂の大きさの影響はなかったが、これは、5 齢の大きさが、小さい個体にとっても大きい個体にとっても、大きいと認識されるほど大きいためであると説明できる。

4. 2 他齢期個体存在が性比に与える影響

4 齢のみを与えた場合と 4, 5 齢を与えた場合の 4 齢から羽化した子のオス率を比べると、後者の方が高くなった。このことから 5 齢寄主の存在が、カマバチに 4 齢を小さい寄主として認識させやすくしていると考えられる。この結果は、寄主の相対的な大きさに応じて性配分するという Charnov (1982) の寄主質モデルの予想に当てはまる。

一方、4 齢のみを与えた場合と 3, 4 齢を与えた場合の 4 齢から羽化した子のオス率を比べると、後者の方が高くなった。この結果は Charnov (1982) の予想に当てはまらない。この解釈として、本実験では、3, 4 齢を与える処理においては、各齢 60 頭、計 120 頭の寄主を与えた。その処理によって、カマバチが、他の寄主構成 (4, 5 齢、4 齢のみ、5 齢のみ) を与える処理の 2 倍の寄主密度のパッチにいる状況が作り出された。カマバチの日当たり産卵数は 20~30 頭であり (山口, 1997)、このパッチは 1 頭のカマバチが数日間滞在するのに十分な量の寄主が存在する状態である。従って、カマバチは将来同パッチで 5 齢寄主が増

え、メスを産む機会が増えることに備えて、相対的に老齢にも拘わらず、その時点ではオスを多く産み、若齢には産卵を控えたのかも知れない。

一方、5 齢のみを与えた場合と 4, 5 齢を与えた場合の 5 齢から羽化した子のオス率を比べると、有意な違いはなかった。このことから、カマバチは周囲の状況に関わらず常に 5 齢を大きい寄主として認識していると考えられる。

4. 3 寄主齢に対する選好性

カマバチは、3, 4 齢を与えた場合は 4 齢に優先的に産卵した。これは、寄主が大きいほうが得られる適応度上の利益（子の生存率、羽化時の大きさ）が大きいためと思われる（高山, 1996）。一方、4, 5 齢を与えた場合の選好性は、カマバチの大きさに依存した。つまり、大きいカマバチほど、若齢寄主に寄生するのを控えた。3, 4 齢を与えた場合にも、6 日齢時には小さいカマバチは他個体より 3 齢をより好んだが、その傾向は、カマバチ 1 個体の選好に大きく依存して生じていたし、7 日齢にはそういった傾向が見られなかった。そのため、3, 4 齢を与えた場合は、選好性に与えるカマバチサイズの影響は弱いと考えられる。

大きな寄主に産卵することは、カマバチの子にとって有益である。何故なら、寄主サイズと子の体サイズの間には正の相関があり、体サイズが大きいことは、寿命の増加、成熟卵保有数の増加などの利益をもたらすからである。しかし、一方で、大きな寄主に産卵す

ることは、ハンドリングタイム、捕獲の難度、消費エネルギーの増加、寿命の減少などのコストを伴う可能性がある。特に、寿命の減少のコストは大きい可能性がある (Finkel and Holbrook, 2000; Nilsson, 2002)。小さなカマバチにとって、これらのコストは大きなカマバチよりも深刻であるかもしれない。その場合、小さなカマバチにとっては、大きなコストを伴う大きな寄主に産卵するよりも、産卵する寄主サイズを小さくすることにより、1産卵当たりに掛かるコストを低くして、小さい寄主により頻繁に産卵した方が適応的となるのかもしれない。

5. 摘要

寄生蜂セグロカマバチに、寄主ヒメトビウンカを①4 齢のみ、②5 齢のみ、③3 齢と 4 齢の混合、④4 齢と 5 齢の混合のいずれかの齢期構成で 2 日連続して与え、セグロカマバチの性決定に及ぼす影響を調べた。また、同じ構成のウンカ集団を 2 日連続して与えることによって、前日の寄主遭遇経験が性比に及ぼす影響も調べた。加えて、異なる寄主齢を与えた場合については寄生選好についても調べた。また、産卵メスの体サイズ(頭幅)を測り、それが性比および寄主選好に及ぼす影響も調べた。

1. 4 齢のみを与えた場合、日齢が進むとオス率は低くなったが、5 齢のみを与えた場合は、日齢が進むとオス率は高くなった。3 齢と 4 齢を混合して与えた場合と、4 齢と 5 齢を混合して与えた場合は、日齢とオス率に有意な関係はなかった。

2. 4 齢のみを与えた場合のみ、カマバチの体サイズとオス率に有意な関係がみられ、体サイズが大きくなるに連れて、オス率は増加した。

3. 3, 4 齢を与えた場合と、4 齢のみを与えた場合の 4 齢から羽化した子のオス率を比べると、後者の方が低くなった。4 齢のみを与えた場合と、4, 5 齢を与えた場合の 4 齢から羽化した子のオス率を比べると、後者の方が高くなり、その傾向は 6 日齢より 7 日齢で顕著になった。5 齢のみを与えた場合と 4, 5 齢を与えた場合の 5 齢から羽化した子のオス率を比

べると、有意な違いはなかった。

4. 3, 4 齢を与えた場合、3 齢はほとんど寄生されず、4 齢が選好された。4, 5 齢を与えた場合は、4 齢と 5 齢の好みはカマバチの体サイズによって異なり、小さいカマバチは 4 齢を好み、大きいカマバチは 5 齢を好んだ。

6. 謝辞

本研究を進めるにあたり、多大なご指導とご助言をいただきました三重大学生物資源学
研究科昆虫生態学研究室の山田佳廣教授ならびに塚田森生准教授に厚く御礼申し上げます。
また、日頃助言や協力を惜しまれなかった当研究室の石川義大氏、伊藤恵美氏をはじめと
する専攻生の方々にも深く感謝します。

7. 引用文献

- Bjorksten, T. A. & Hoffmann, A. A. (1995) Effects of pre-adult and adult experience on host acceptance in choice and non-choice tests in two strains of *Trichogramma*.
Entomol. Exp. Appl. 76:49-58.
- Bjorksten, T. A. & Hoffmann, A. A. (1998) separating the effect of experience, size, egg load, and genotype on host response in *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). J. Insect Behav. 11:129-148.
- Charnov, E. L. (1982) The theory of sex allocation. Princeton University Press, Princeton.
- Chow, A. & Heinz, K. M. (2005) Using hosts of mixed sizes to reduce male-based sex ratio in the parasitoid wasp, *Diglyphus isaea*. Department of Entomology, Texas A&M University, 2475 TAMU, College Station, TX 77843-2475.
- Finkel, T. and Holbrook, N. J. (2000) Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing. Nature 408:239-247.
- Godfray, H. C. J. (1994) Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press, Princeton.
- Henry, L. M., Roitberg, B. D. and Gillespie, D. R. (2009) Covariance of phenotypically

- plastic traits induces an adaptive shift in host selection behaviour. *Proc. R. Soc. B.* 273:2893-2899.
- Ito, E. & Yamada, Y. Y. (2005) Profitable self superparasitism in an Infanticidal parasitoid when conspecifics are present: self-superparasitism deters later attackers from probing for infanticide. *Ecol. Entomol.* 30:714-723.
- Ito, E. & Yamada, Y. Y. (2007) Imperfect preference for singly parasitized hosts over doubly parasitized hosts in the semisolitary parasitoid *Echthrodolphax fairchildii*: implications for profitable self-superparasitism. *Entomol. Exp. Appl.* 123:207-215.
- 伊藤恵実(2009) 寄生蜂セグロカマバチにおける同母過寄生の適応的意義 三重大大学生物資源学研究科博士論文.
- 上山文子(2006) 異なる寄主齢に対するセグロカマバチの性配分戦略. 三重大大学生物資源学部卒業論文.
- Morris, R. J. & Fellowes, M. D. E. (2002) Learning and natal host influence host preference, handling time and sex allocation behaviour in a pupal parasitoid. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51:386-393.
- Nilsson, J.-Å. 2002. Metabolic consequences of hard work. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 269:1735-1739.

Ode, P. J. & Heinz, K. M. (2002) Host-size-dependent sex ratio theory and improving mass-reared parasitoid sex ratios. *Bio. Control* 24:31-41.

高山敏江(1996) セグロカマバチの寄主選好性とその要因、ヒメトビウンカを用いた場合.
三重大学生物資源学卒業論文.

山口進也 (1997) セグロカマバチ雌成虫の大きさが産卵数、捕食数、生存日数に与える影響. 三重大学卒業論文.

Yamada, Y. Y. & Ikawa, K. (2003) Adaptive significance of facultative infanticide in the semi-solitary parasitoid *Echthrodolphax fairchildii* . *Ecol. Entomol.* 28:613-621.

Yamada, Y. Y. & Ikawa, K. (2005) Superparasitism strategy in a semisolitary parasitoid with imperfect self / non-self recognition, *Echthrodolphax fairchildii*. *Entomol. Exp. Appl.* 114:143-152.

Yamada, Y. Y. and Imai, N. (2000) Identification of the sex of eggs and the mating status of female adults in *Echthrodolphax fairchildii* (Hymenoptera: Drynidae) based on oviposition behavior. *Entomol. Sci.* 3:579-583.

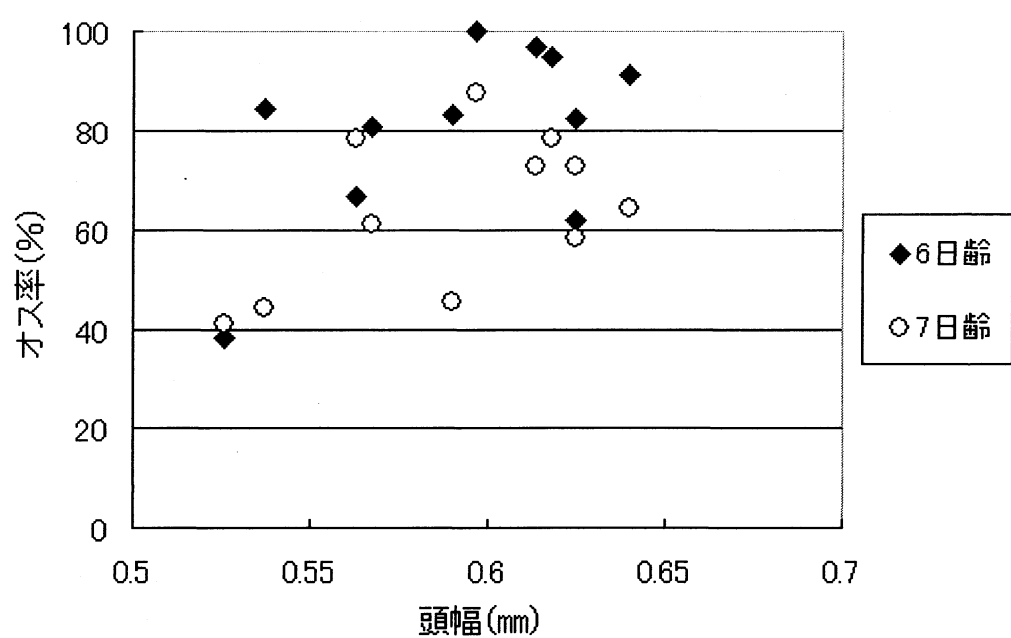


図1. 4齢のみを与えたときのオス率とカマバチの頭幅

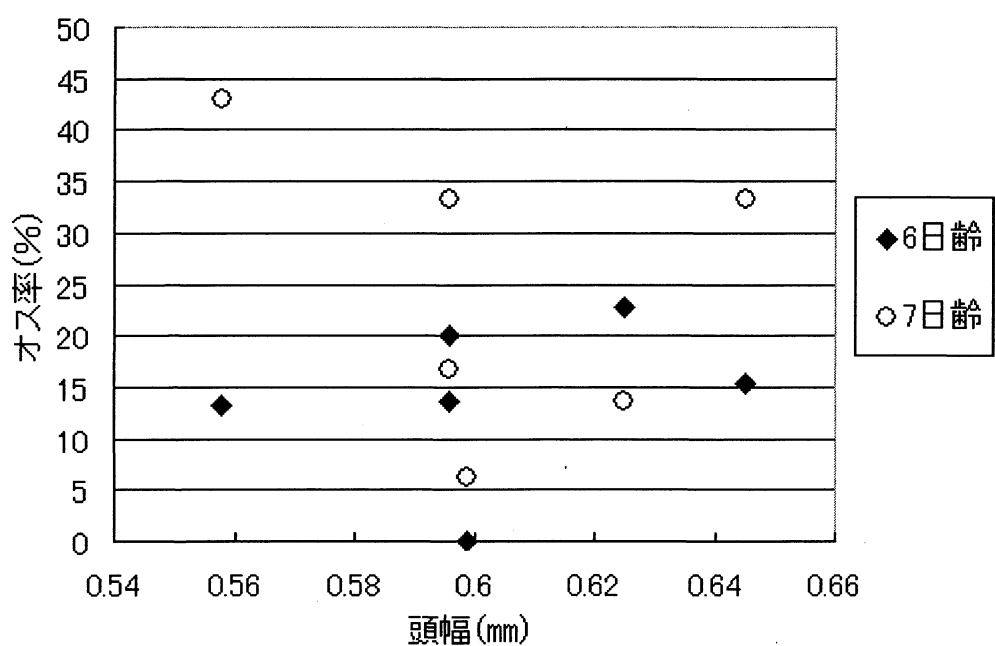


図2. 5齢のみを与えたときのオス率とカマバチの頭幅

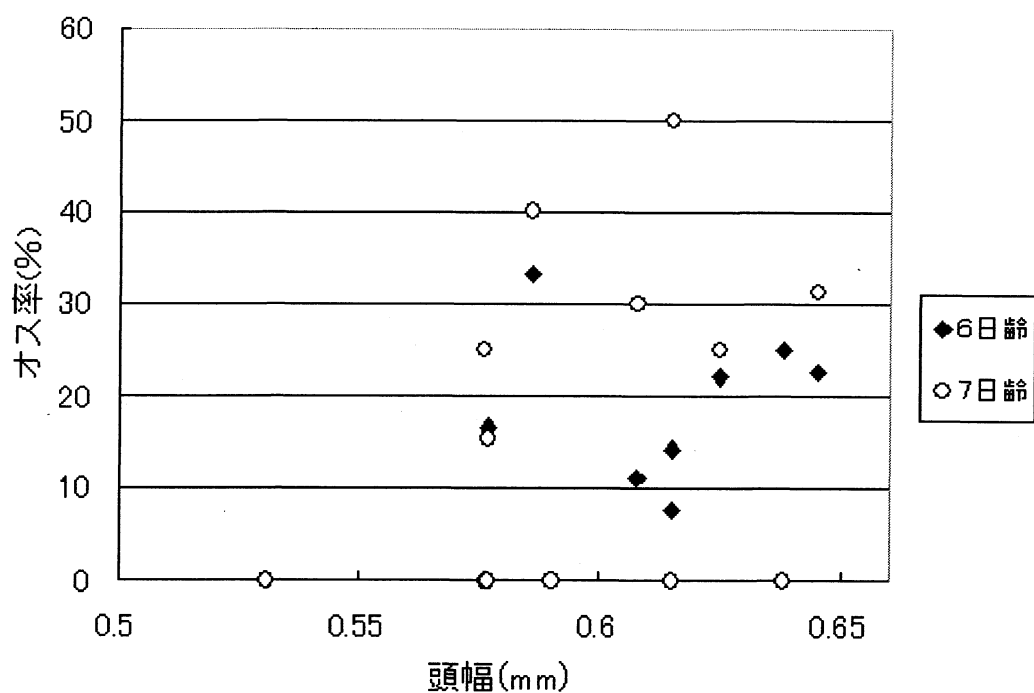


図3. 4齢と5齢を与えたときの5齢に対するオス率とカマバチの頭幅

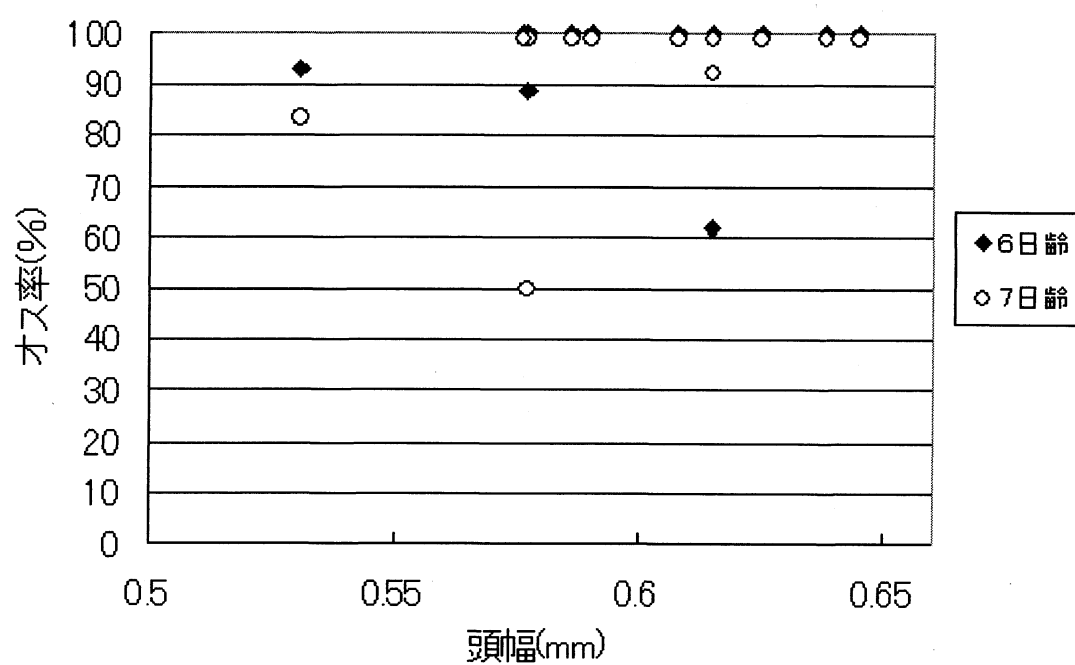


図4. 4齢と5齢を与えたときの4齢に対するオス率とカマバチの頭幅

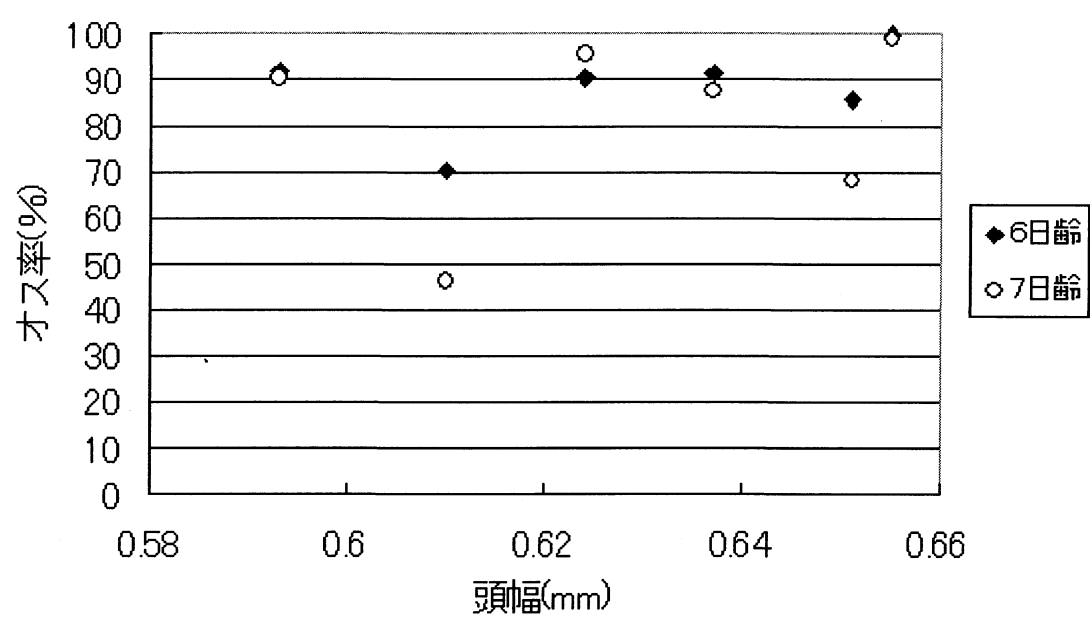


図5. 3齢と4齢を与えたときの4齢に対するオス率とカマバチの頭幅

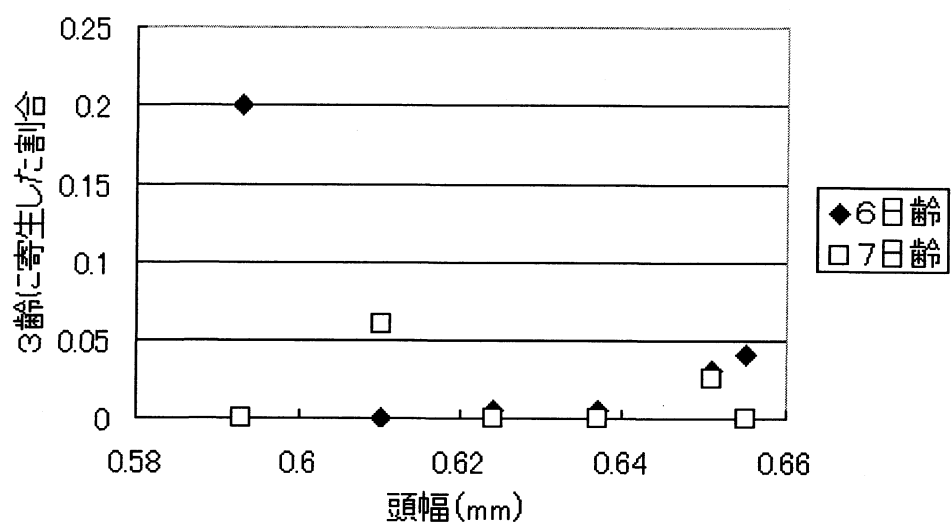


図8. 3齢と4齢を与えた場合の3齢に寄生した割合と頭幅の関係

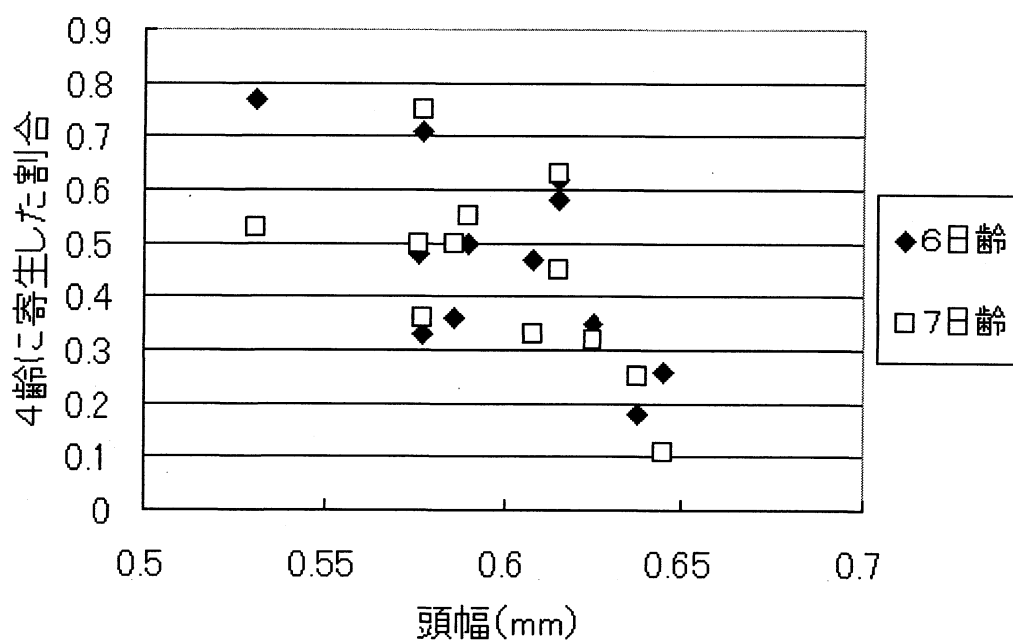


図9. 4齢と5齢を与えた場合の4齢に寄生した割合と頭幅の関係